

Estudio comparativo de las mandíbulas de *Ursus spelaeus*, Rosemmuller-Heinrooth - *Ursus deningeri*, Von Reichenau y *Ursus arctos*, Linneo

Por T. JOSE DE TORRES (*), I. QUINTERO AMADOR (**), E. GOMEZ NOGUEROLES (**), H. MANSILLA IZQUIERDO (**) y C. MARTINEZ DIAZ (**)

RESUMEN

En este trabajo abordamos el estudio comparativo morfológico y métrico de las mandíbulas de los grandes úrsidos del Pleistoceno de: *Ursus arctos* Lin., *Ursus deningeri* v. R. et *Ursus spelaeus* R. H. Se estudian y delimitan una serie de diferencias funcionales y de robustez, que evidentemente están relacionadas con aspectos biomecánicos relativos a su diferente régimen de alimentación.

ABSTRACT

This work deals with the comparative morphology and metric study of jaws from large Pleistocene Ursids: *Ursus arctos*, Lin., *Ursus deningeri* v. R. et *Ursus spelaeus* R. H. A series of functional and size differences have been isolated and analyzed in order to correlate them with the biomechanical aspects of feeding habits.

RESUME

Dans ce travail on aborde l'étude comparative morphologique et métrique des mandibules des grands ursidés européens: *Ursus arctos*, Lin., *Ursus deningeri* v. R. et *Ursus spelaeus* R. H. on étudie et définit une série de différences fonctionnelles et de tailles qui évidement sont liées aux aspects biomécaniques relatifs à leur différent régime alimentaire.

1. INTRODUCCION

En este trabajo, pretendemos abordar un estudio comparativo de las mandíbulas de los grandes osos europeos del Pleistoceno Medio-Holoceno.

En 1938 Kretzoi, realizó una revisión de los úrsidos cuaternarios, dividiéndolos en dos grupos: el subgénero *Plionarctos*, representado por osos de pequeña talla y el subgénero *Drepanodron-Ursus* sensu lato. De este último grupo nos ocuparemos sólo de las formas más recientes (Pleistoceno Medio-Actual) es decir: *Ursus deningeri*, V. REICH, *Ursus spelaeus* ROS. HEIN., y *Ursus arctos* (formas fósiles subfósiles y actuales).

Intentaremos dar una imagen coherente de las características anatómicas de las mandíbulas de estas especies, reuniendo numerosos datos proporcionados por diversos autores, que son de gran interés aunque hayan sido publicados en forma inconexa, unidos a algunas observaciones y metodología propias.

Este trabajo puede considerarse dividido en dos grandes partes: Una eminentemente morfológica, en la que nos basaremos en los decisivos trabajos realizados por MADELEINE FRIANT (12) y (13), aunque ampliados en ciertos aspectos, y otra parte métrica, no menos importante, en la que incluimos datos procedentes de los yacimientos españoles estudiados por nosotros, comparados con medidas procedentes de yacimientos españoles y europeos. Se podrá apreciar claramente que pese a la gran extensión de los cuadros de medidas, la comparación de tamaños no es siempre fácil ya que los datos

(*) Empresa Nacional Adaro de Investigaciones Mineras (Tesis Doctoral).

(**) Cátedra de Estratigrafía-Paleontología, Hidrogeología y Geología del Petróleo de la E.T.S. de Ingenieros de Minas de Madrid.

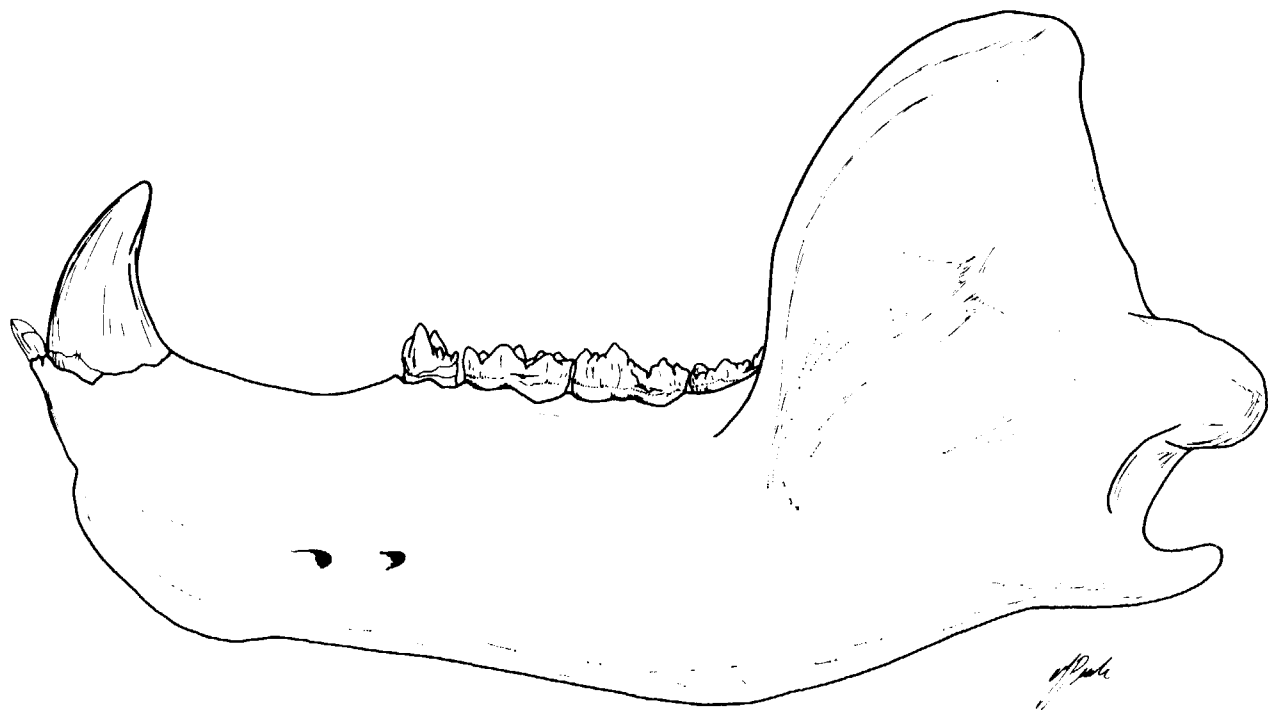


Figura 1
Mandíbula izquierda de U. spelaeus (cara externa)
Cueva de Reguerillo

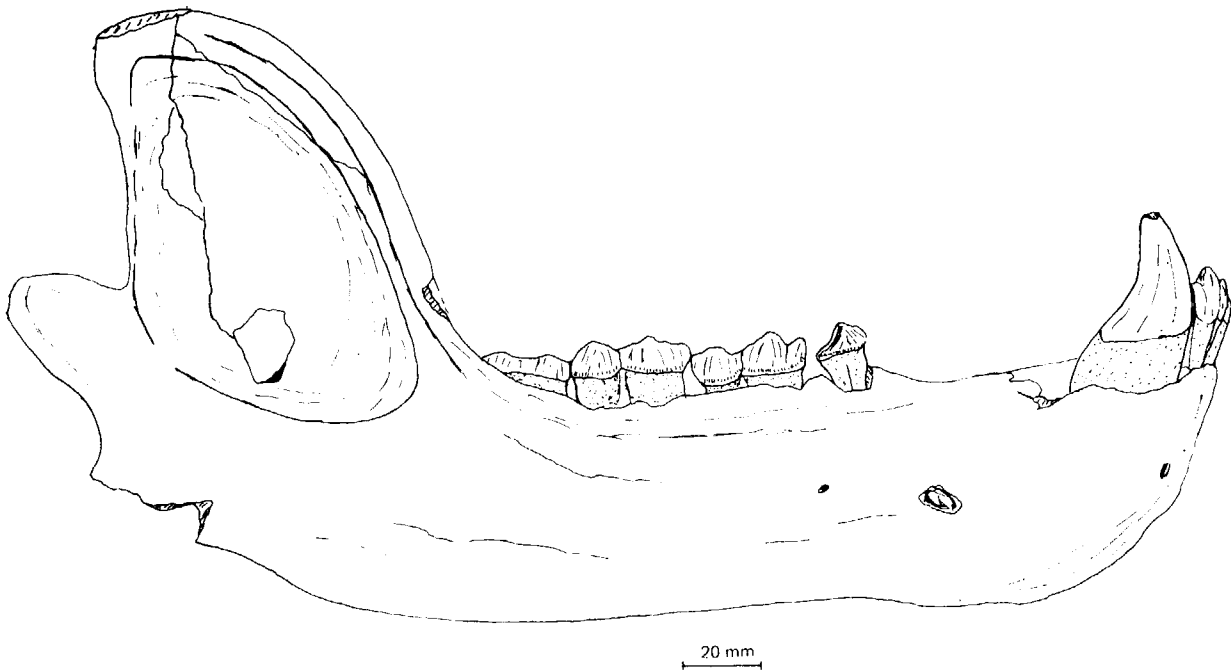


Figura 3
Mandíbula derecha de U. deningeri (cara externa)
Cueva Mayor

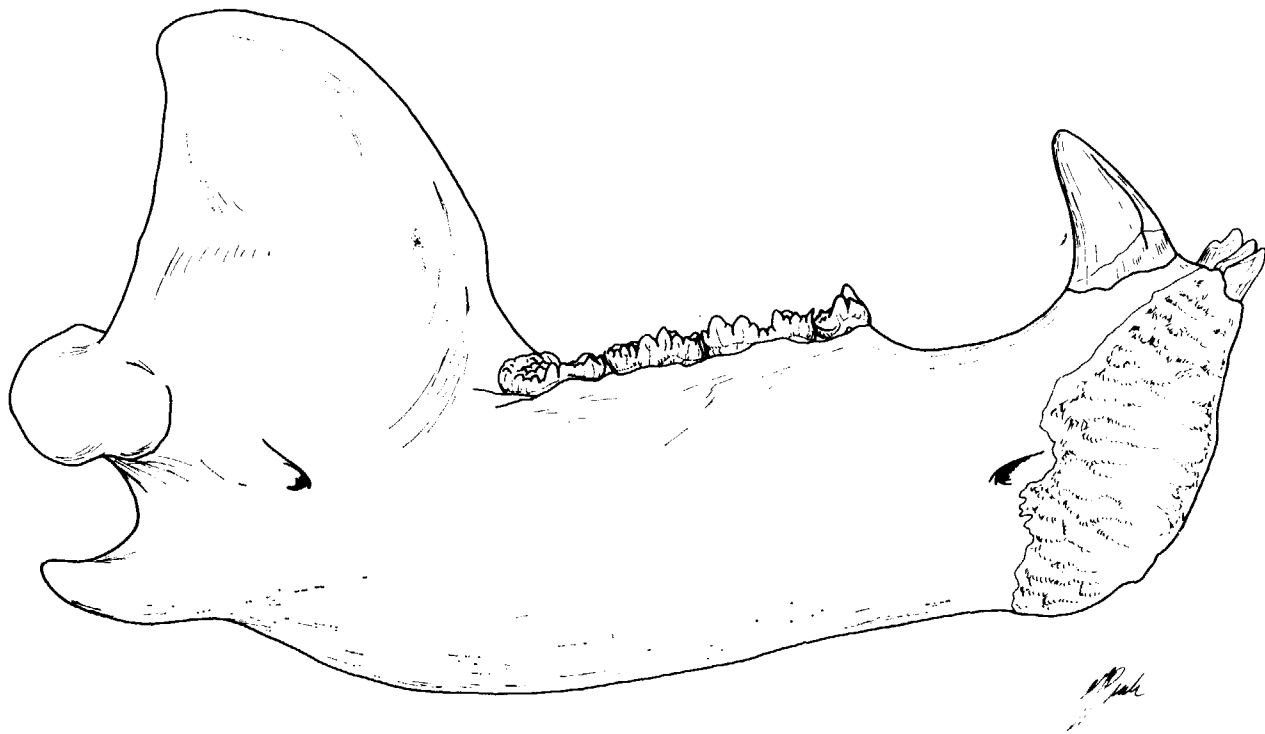


Figura 2
Mandíbula izquierda de U. spelaeus (cara interna)
Cueva de Reguerillo

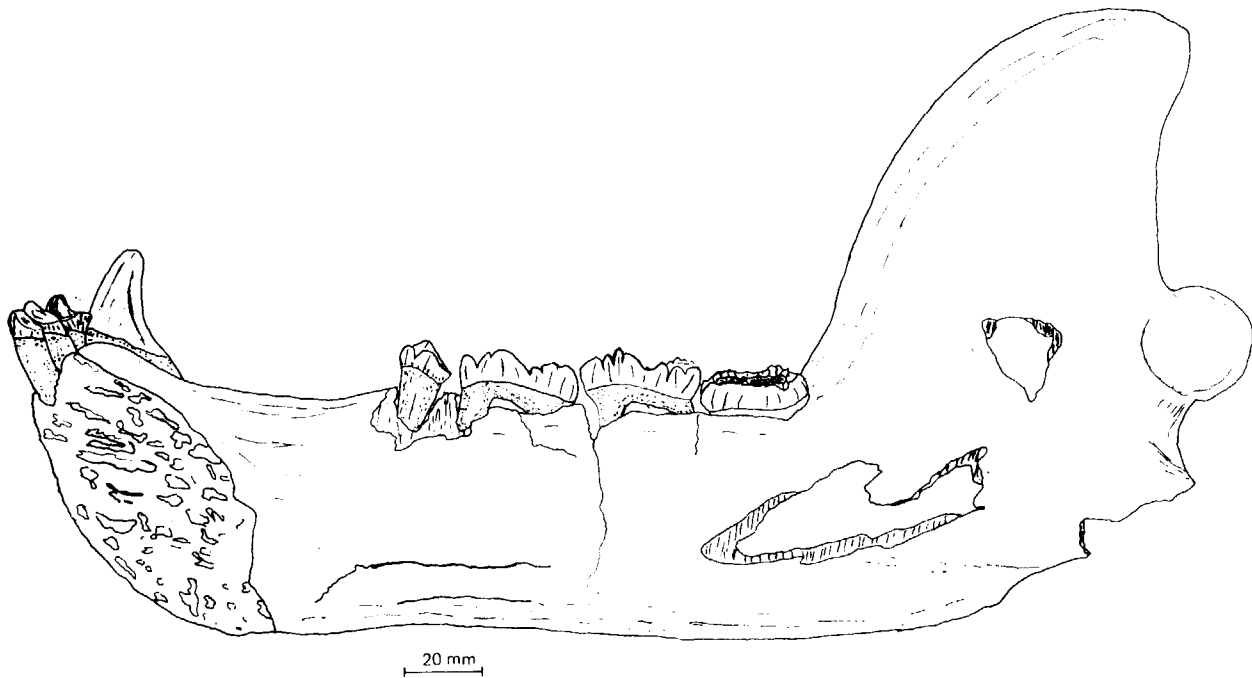


Figura 4
Mandíbula derecha de U. deningeri (cara interna)
Cueva Mayor

procedentes de otros autores presentan numerosas lagunas, tanto en las medidas en sí, como en los parámetros estadísticos que en forma obligada deberían de acompañarles: Número de datos, promedio, desviación típica y recorrido (N, M. σ , Vi-Vs).

Sería altamente deseable, que en el futuro, se llegase a una uniformización tanto en lo que se refiere a las medidas a realizar como en la manera de expresarlas, ya que en vez de monótonos cuadros en los que indican minuciosamente una a una las medidas de una serie de piezas, serían más expresivos los cuadros sintéticos en que sólo figurasen los parámetros estadísticos de una serie de medidas normalizadas.

2. PROCEDENCIA DEL MATERIAL ESTUDIADO

2.1. URSUS SPELAEUS, ROS-HEIN (figs. 1 y 2).

Cueva del Reguerillo (Torrelaguna-Madrid) Excavación Torres, 1972-73-74.

Cueva de Arrikutz (Oñate-Guipúzcoa) Excavación Torres, 1975.

Cueva del Toll (Mollá-Barcelona Colecciones Villalta y Thomas Casajuana.

2.2. URSUS DENINGERI, V. REICH (figs. 3, 4, 5 y 6).

Cueva Mayor (Atapuerca-Burgos) Excavación Torres, 1976.

Cueva de Santa Isabel. Colección Villalta.

2.3. URSUS ARCTOS (figs. 7 y 8).

Troskaeta-ko-kobea. Colección del Instituto Provincial de Paleontología de Sabadell.

Putxerri (Aralar-Guipúzcoa). Colección Villalta.

Cueva del Saldarrañao (El Somo-Burgos) material cedido por el Servicio de Investigaciones Espeleológicas de la Excm. Diputación Provincial de Burgos y Excavación Puch-Torres, 1977.

Material de oso pardo actual de Picos de Europa, Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid.

Queremos hacer constar nuestro agradecimiento al doctor Crusafons Pairó que nos permitió el estudio de los materiales existentes en el Instituto Provincial de Paleontología de Sabadell.

Al Doctor Villalta Comela Profesor de Investigación de C.S.I.C. que nos dio acceso a su colección de vertebrados.

Al señor Thomas Casajuana, espeleólogo y gran aficionado a la paleontología que puso a nuestra disposición su gran colección de *U. spelaeus* procedente de la Cueva del Toll.

Al Director del Museo Nacional de Ciencias Naturales Doctor Ortiz y a D. J. M. Rey que nos facilitaron material de comparación.

Al Servicio de Espeleología de la Excelentísima Diputación Provincial de Burgos, sin cuya ayuda la excavación de Cueva Mayor y la recogida de restos de Saldarrañao hubiera sido imposible.

A los grupos espeleológicos: Aobña Mendi de Oñate (Guipúzcoa) que nos auxilió en la excavación de la Cueva de Arrikutz, Niphargus y Gacela de Burgos que han colaborado y facilitado material de cuevas de la provincia de Burgos.

3. CARACTERES ANATOMICOS DE LAS MANDIBULAS (fig. 9).

3.1. INSERCIÓNES MUSCULARES.

3.1.1. Cara externa.

3.1.1.1. Fosa masetéica (fig. 10).

En el *U. spelaeus*: Ancha, poco profunda y de perfil plano excepto en las proximidades de la *crista coronoidea* donde se levanta.

En el *Ursus deningeri* es ancha, muy profunda, proporcionalmente tanto o más que el *U. arctos*, y de perfil cóncavo.

En el *U. arctos* (Saldarrañao), ancha, profunda, de perfil plano cóncavo, elevándose suavemente en las cercanías de la *crista coronoidea* y de la *incisura semilunaris superior* (escotadura sigmoidea).

3.1.2. Cara interna.

3.1.2.1. Inserción del temporal: Poco diferenciada, aunque en el *U. spelaeus* es algo diferente a las del *U. deningeri* y *U. arctos* debido a la diferente morfología del *ramus ascendens*.

3.1.2.2. Inserción del pterigoide lateral, muy marcadas en el *U. spelaeus*, algo menos en el *U. deningeri* y menos en el *U. arctos*.

3.1.2.3. Inserción del pterigoide mediano (fig. 11).

En el *U. spelaeus*, ancha larga, con relieve mediano sin destacarse netamente del borde inferior de la rama horizontal de la mandíbula.

En el *U. deningeri*, más ancha que en el *U. spelaeus* y con mayor relieve, aunque tampoco sin

destacarse del borde inferior de la rama horizontal de la mandíbula.

En el *U. arctos* es estrecha y corta, produciéndose un saliente en su parte posterior que destaca claramente del borde inferior de la rama horizontal de la mandíbula.

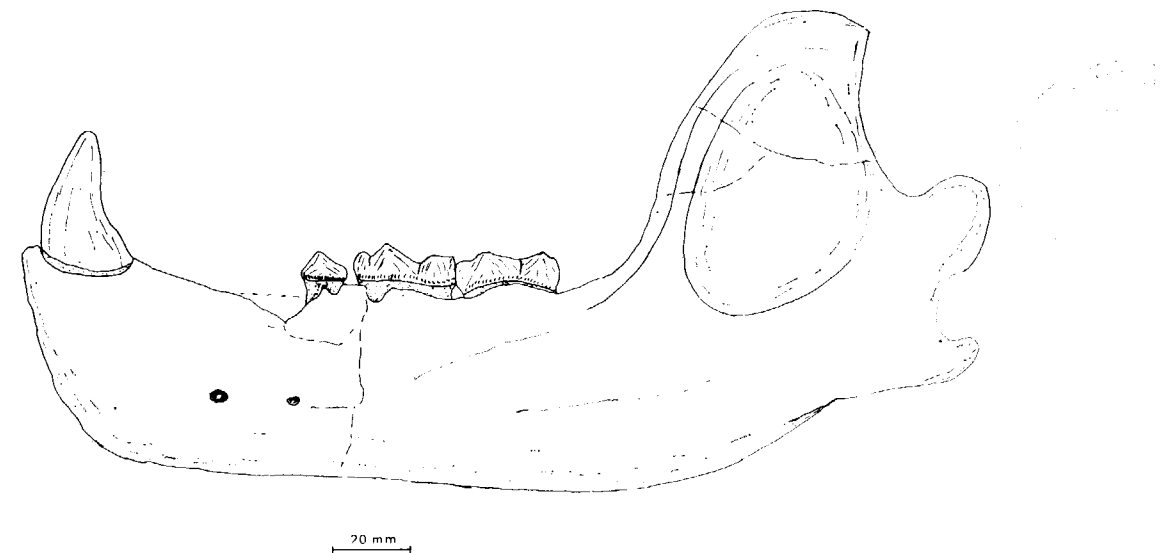


Figura 5

Mandíbula izquierda de *U. deningeri* (cara externa)
Cueva de Santa Isabel

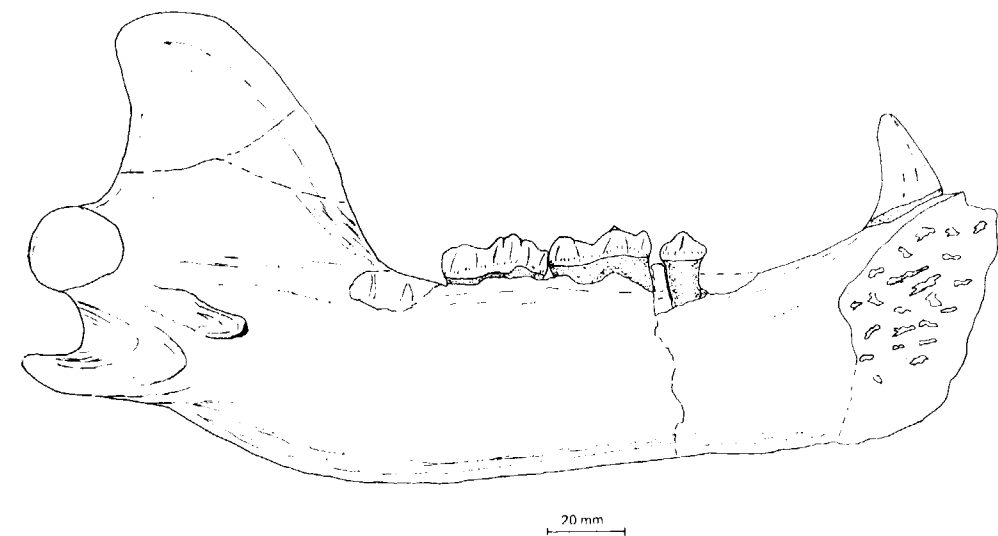


Figura 6

Mandíbula izquierda de *U. deningeri* (cara interna)
Cueva de Santa Isabel

3.2. SÍNFISIS.

La importancia de la superficie sutural sinfisaria, en relación con la longitud mandibular, es en sentido decreciente como sigue: *U. spelaeus*-*U. deningeri*-*U. arctos*.

Mientras que la *crista coronoidea* en el *U. deningeri* y *U. arctos* sigue una línea cóncava suavemente tendida hacia atrás (más en el *U. deningeri* que en el *U. arctos*), enlazando insensiblemente con el *processus coronoideus*, en el *U. spelaeus* puede definirse como una línea quebrada, subvertical en su primera

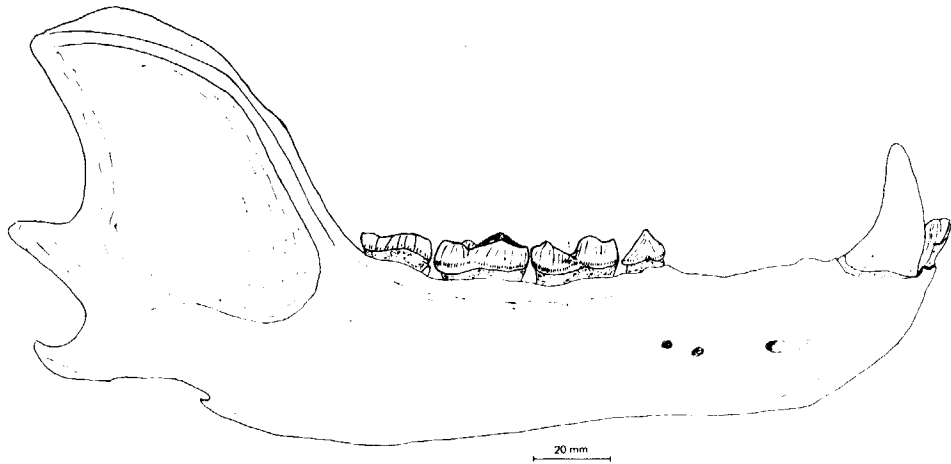


Figura 7
Mandíbula derecha de *U. arctos* (cara externa)
Cueva de Saldarrañao

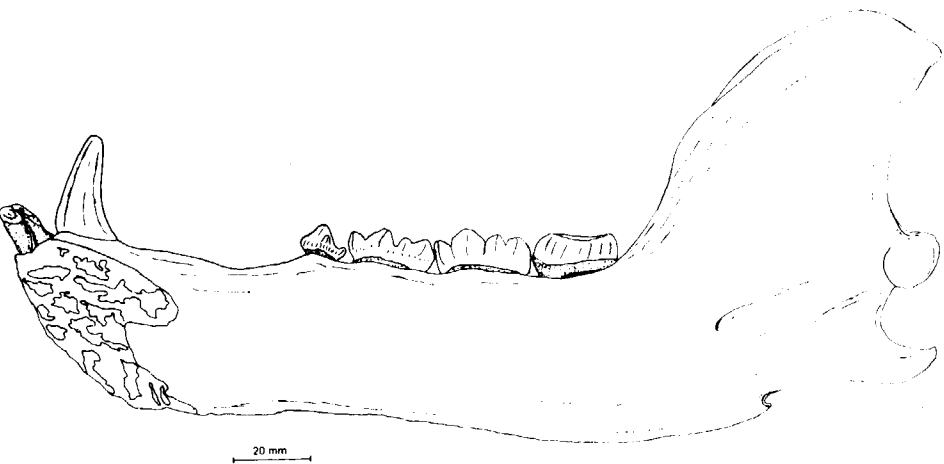
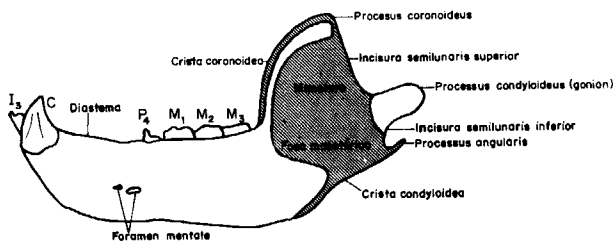


Figura 8
Mandíbula derecha de *U. arctos* (cara interna)
Cueva de Saldarrañao

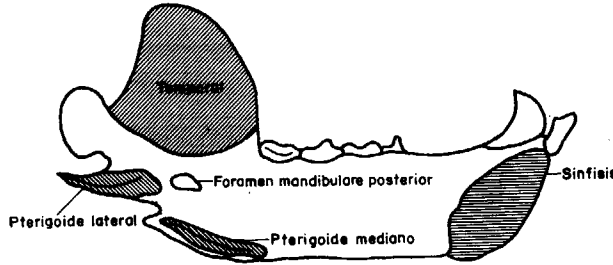
3.3. RAMA ASCENDENTE DE LA MANDÍBULA.

La diferencia entre la morfología de la rama ascendente de la mandíbula del *U. spelaeus* y del *U. deningeri* y *U. arctos* es muy notable.

mitad e inclinada hacia atrás, en el resto, hasta enlazar con el *processus coronoideus* que está más desarrollado que en las otras dos especies. El perfil de la *incisura semilunaris superior*, también es diferente, ya que mientras en el *U. denin-*



Mandíbula. Cara externa



Mandíbula. Cara interna

Figura 9

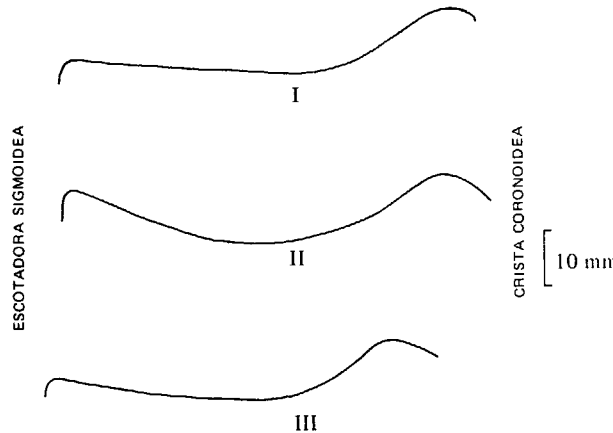


Figura 10

- I. *U. spelaeus* C. del Reguerillo (macho subadulto)
- II. *U. deningeri* C. Mayor (hembra adulta)
- III. *U. arctos* C. de Saldarrañao (hembra adulta)

geri y *U. arctos* es, respectivamente, suave cóncava y decididamente cóncava, en el *U. spelaeus* es prácticamente subrectilínea (inclinada en el sentido cóndilo-dental), enlazando abruptamente con el *processus coronoideus*.

3.4. CÓNDILO MANDIBULAR (fig. 12).

En el *U. spelaeus*, aunque algo cónico en su lado externo puede considerarse como subcilíndrico en

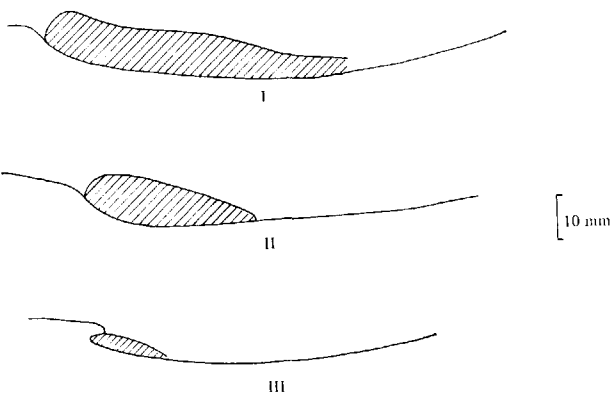


Figura 11

- I. *U. spelaeus* C. del Reguerillo (macho adulto)
- II. *U. deningeri* C. Mayor (hembra adulta joven)
- III. *U. arctos* C. de Saldarrañao (hembra adulta)

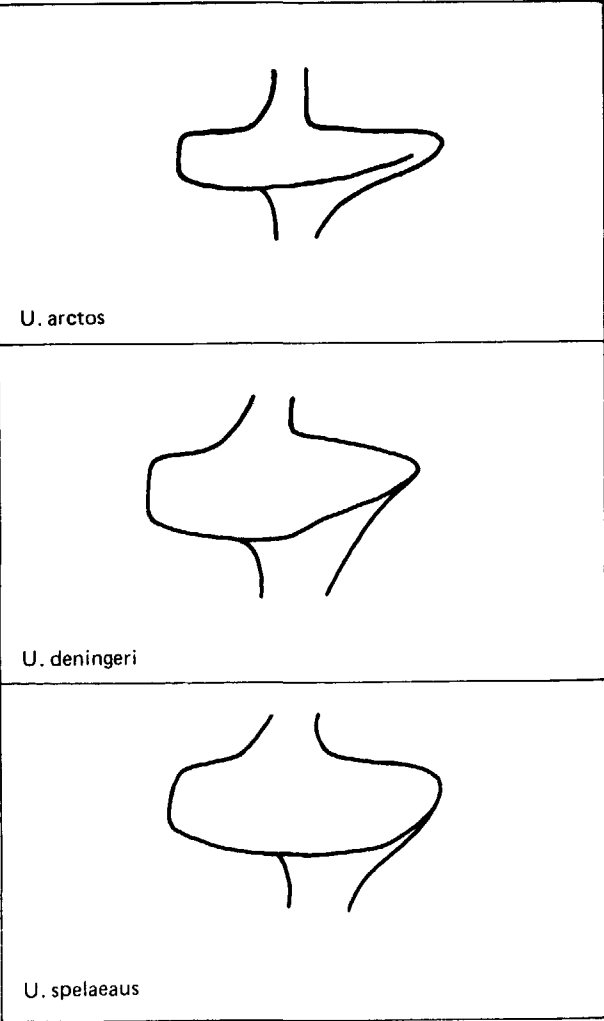


Figura 12

Perfiles del cóndilo mandibular

el resto de la zona articular, con los extremos ahusados suavemente.

En el *U. arctos* es cónico en los dos tercios de su longitud.

proporcionalmente mayor en el *U. spelaeus* que en el *U. deningeri* y en éste mayor que en el *U. arctos*, como luego indicaremos mediante el índice condilar, definido por M. FRIANT.

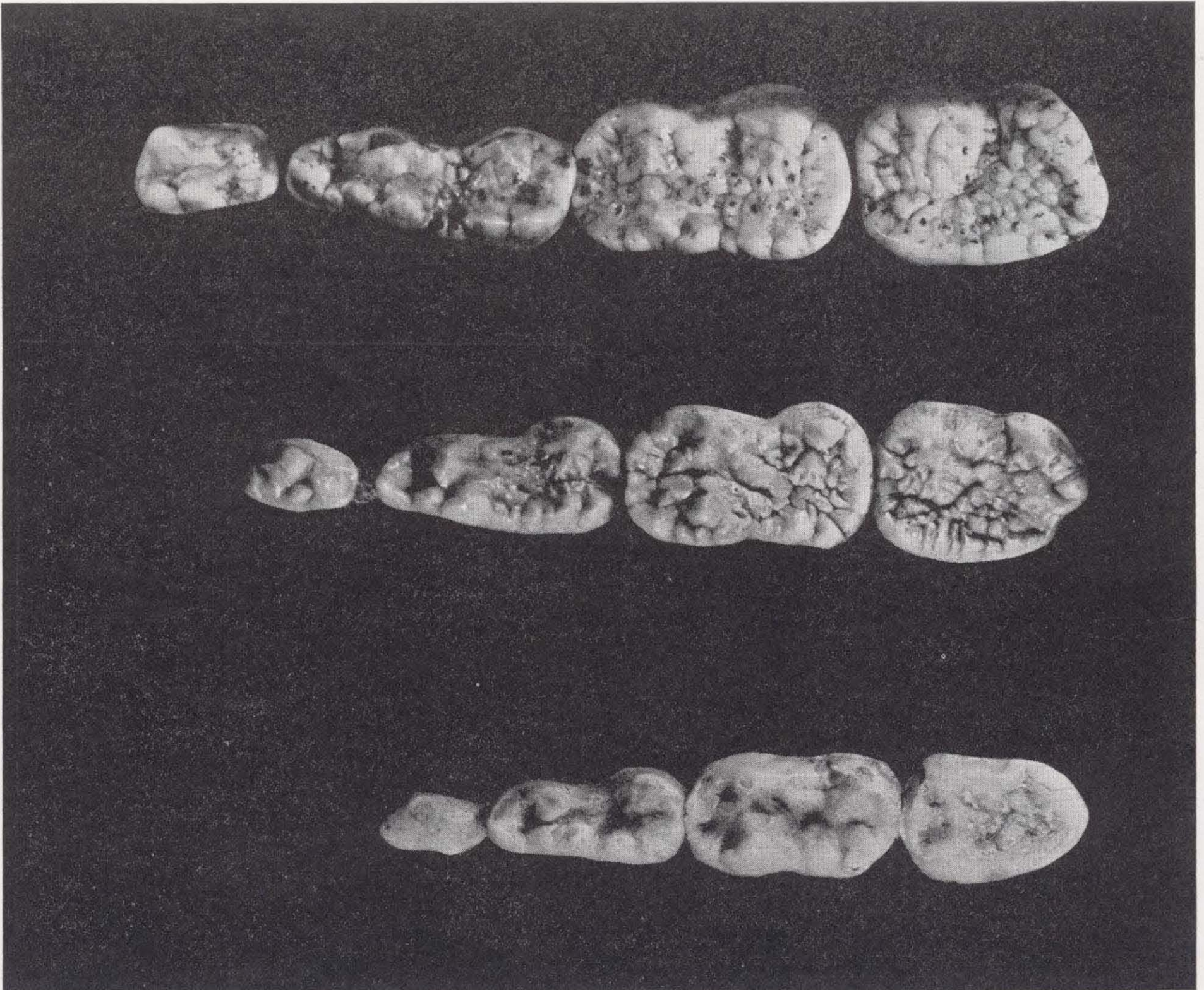


Figura 13

Series premolares y molares inferiores (mandíbula derecha)
 Arriba: *Ursus spelaeus* R. H., macho joven, Cueva del Reguerillo (L: 117,4 mm)
 Centro: *Ursus deningeri* v. R., hembra joven, Cueva Mayor (L: 95,6 mm)
 Abajo: *Ursus arctos* L., hembra adulta, Cueva de Saldarrañao (L: 78,1 mm)

En el *U. deningeri* la zona cónica viene a ocupar la mitad de la superficie articular o algo menos, y posee extremos ahusados suavemente.

En cuanto a la altura del cóndilo mandibular es

3.5. DENTICIÓN (fig. 13).

Las diferencias métricas y morfológicas de las denticiones de las tres especies cuyo estudio nos ocupa, son verdaderamente importantes. Por ello y

con el fin de no extender excesivamente este trabajo, serán tratadas en forma extensa en una publicación posterior. Ahora nos limitaremos simplemente a referirnos a unos caracteres generales, relativos a premolares y molares debido a la pequeña significación morfológica de incisivos y caninos.

Premolares.

En el *U. spelaeus*, suelen faltar los tres premolares anteriores. No obstante, en raras ocasiones, hemos observado alvéolos vestigiales en la zona del P_1 , aunque pudiera tratarse de restos de alvéolos correspondientes a la dentición de leche.

En dos de las tres mandíbulas de *U. deningeri* de Cueva Mayor, se aprecian alvéolos y raíz del P_2 y en otra alvéolos del P_1 y P_2 .

En el *U. arctos* el P_2 falta, estando presentes aunque no siempre P_1 y P_3 (diente sólo alvéolo). En los osos del País Vasco, descritos por Altura, suele existir el P_1 y faltar a veces el P_3 , en los osos pardos de Saldarrañao falta casi siempre el P_3 .

Molares.

En cuanto al resto de la serie dentaria, puede decirse que en el *U. spelaeus* es mucho más larga y robusta que en el *U. arctos*, estando situados en un punto intermedio los valores correspondientes al *U. deningeri*.

Igualmente ocurre con su morfología: En el *U. arctos* las cúspides dentarias son simples agudas y con aristas relativamente cortantes.

En el *U. spelaeus*, se ha producido un fenómeno verdaderamente importante, que dan lugar a la aparición de una serie de cúspulas accesorias que complican brutalmente la morfología sectorial primitiva, pasando a tener una morfología tubérculo-sectorial, en la que las cúspides presentan terminaciones romas y aristas poco cortantes.

Respecto al *U. deningeri*, puede afirmarse que se encuentra mucho más cerca del *U. spelaeus* que del *U. arctos*, aunque su morfología dental, considerada como promedio de la observada en un número apreciable de ejemplares, es sutilmente más sencilla que la correspondiente al *U. spelaeus*.

Las observaciones de piezas aisladas, son siempre peligrosas y suelen inducir a error. No es raro que en yacimientos de los que han extraído gran número de piezas, se encuentren, debido a la gran plasticidad dentaria de este género, piezas de *U. deningeri* que sean "hiperespeloides", piezas correspondientes a *U. arctos* con caracteres espeloides y viceversa.

En algunas otras ocasiones, nos hemos sorprendido al encontrar piezas dentarias con caracteres arcaicos.

3.6. PERFIL MANDIBULAR.

Con el fin de poder comparar los perfiles mandibulares, definidos por una serie de puntos significativos figura 14 con independencia de variaciones debidas a la edad, sexo o robustez, además de las diferencias métricas que separan a las tres especies, decidimos referir la longitud cóndilo-sinfisaria a una dimensión patrón de 400 mm, idéntica para todas las mandíbulas, obteniéndose con ello las coordenadas relativas de los puntos.

Como origen de coordenadas se tomó el borde posterior del alvéolo del canino.

Como eje de abscisas la línea que pasa por el origen de coordenadas anteriormente definido y por el centro del cóndilo mandibular.

Como eje de ordenadas la perpendicular.

Se determinaron los siguientes puntos en el perfil lateral externo mandibular.

1. Sínfisis, en el punto más anterior de la región incisiva.
2. Borde anterior de P_1 .
3. Borde posterior del M_2 .
4. Intersección de la proyección del punto (2) con el borde inferior de la mandíbula.
5. Intersección de la proyección del punto (3) con el borde inferior de la mandíbula.
6. Punto más retrasado del cóndilo mandibular.
7. Punto más interior de la *incisura semilunaris inferior*.
8. Punto más posterior del *processus angularis*.
9. Punto más inferior del borde inferior de la rama horizontal de la mandíbula.
10. Punto más elevado del *processus coronoides*.

La eficacia de este método, queda claramente definida al comparar las figuras 15 y 16. En el primero de ellos, figura 15, aparecen los puntos mandibulares en sus dimensiones reales. Sobre todo en aquellos que corresponden a la Cueva del Reguerillo, donde abundan los animales muy jóvenes, se aprecia una fuerte dispersión de los puntos, los cuales se agrupan fuertemente al uniformizar la longitud cóndilo-sinfisaria, figura 16.

Si comparamos las figuras 16 y 17, podemos apreciar ciertas zonaciones en la distribución de algunos de los puntos de cada una de las especies

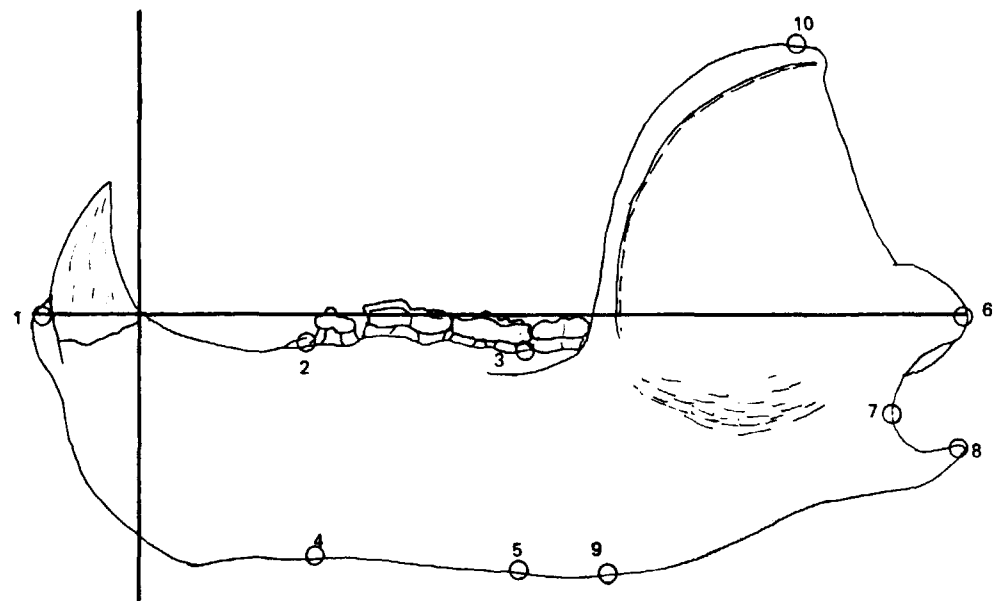


Figura 14
Puntos notables de la mandíbula y ejes de coordenadas

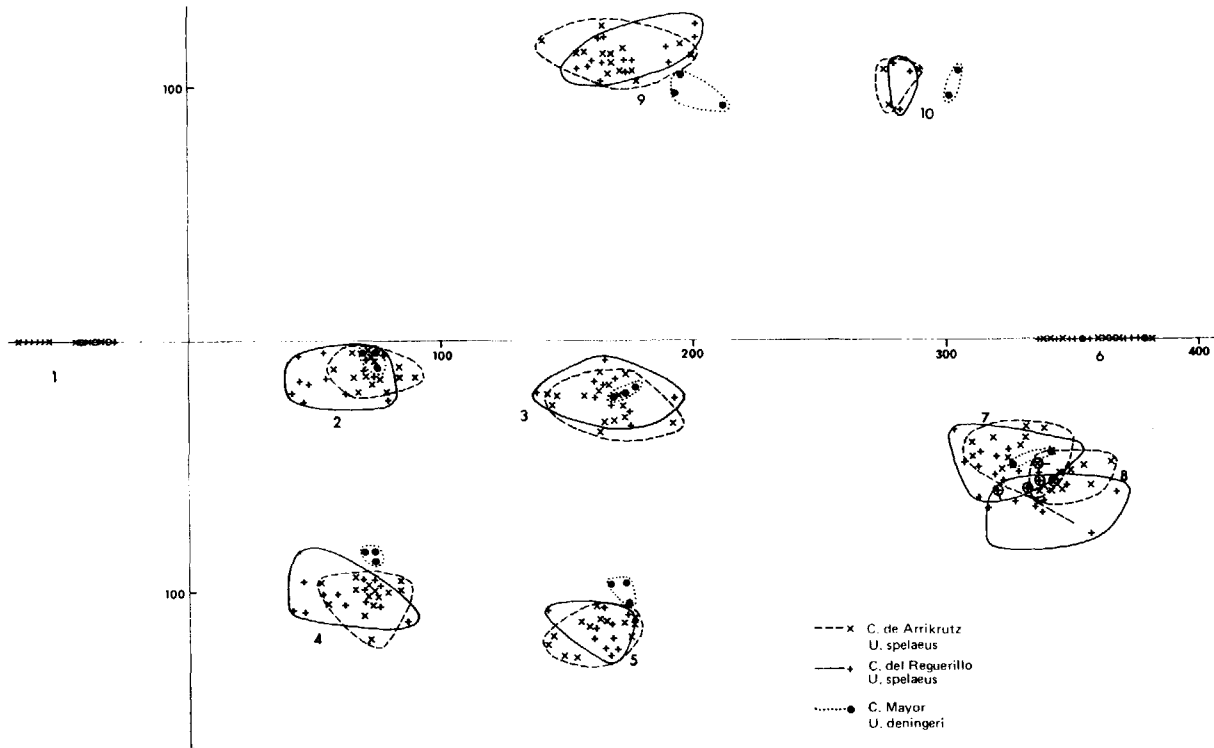


Figura 16
Puntos mandibulares notables
Coordenadas relativas

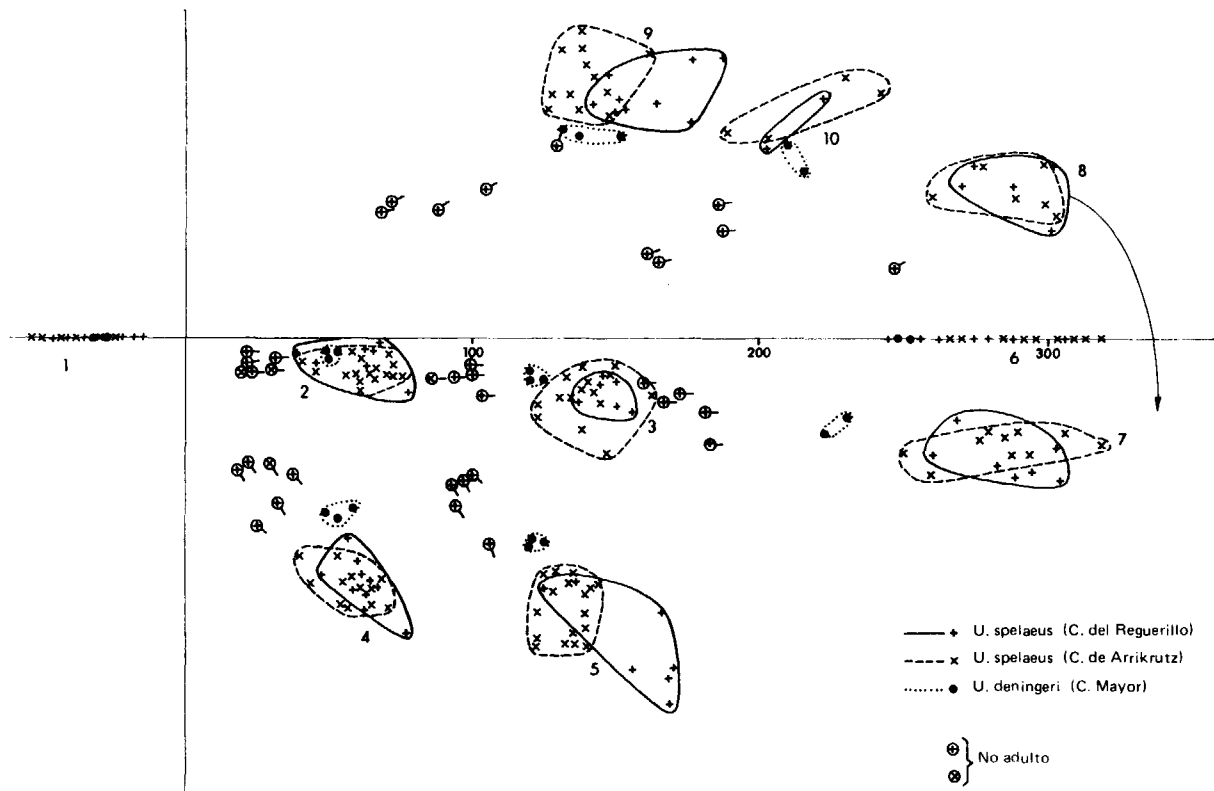


Figura 15
Puntos mandibulares notables
Coordenadas relativas

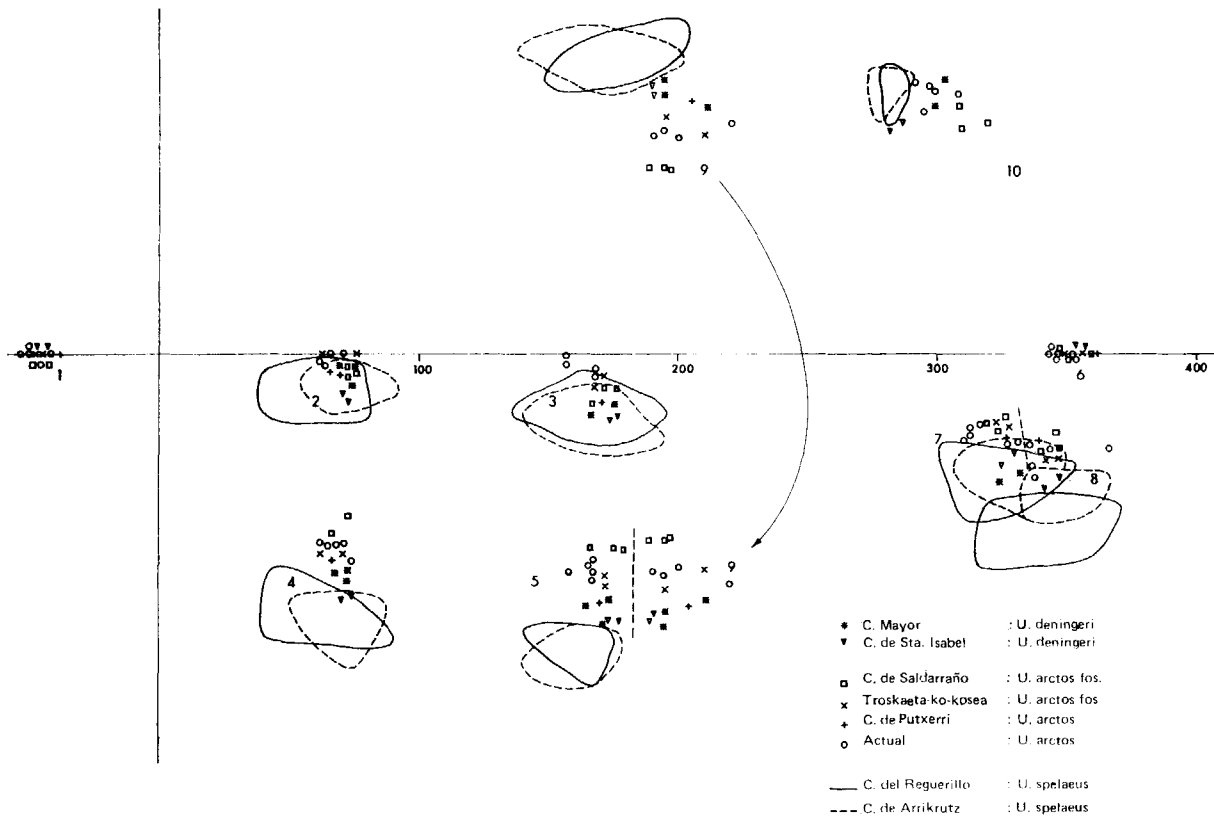


Figura 17
Puntos mandibulares notables
Coordenadas relativas

La altura mandibular relativa (robustez) puntos 4, 5 y 9) es un buen criterio para separar las tres especies, siendo el *U. spelaeus* el que la posee mayor, a continuación el *U. deningeri* y finalmente el *U. arctos*, destacando por su gran esbeltez el *U. arctos* de Saldarrañao (Burgos).

En la situación relativa del punto más alto del *processus coronoideus*, también existe una zonación parecida aunque no tan clara, ya que los puntos correspondientes al *U. deningeri* de Cueva Mayor no se separan de algunos de correspondientes a osos pardos actuales.

La posición del punto mandibular más inferior (9) también es significativa, ya que en el *U. spelaeus* viene a coincidir con la vertical de la parte posterior del *M₂* confundiendo así con la correspondiente al borde inferior bajo el *M₂* (5), habiendo sido preciso abatir los puntos sobre la zona positiva del eje de ordenadas. Por el contrario en el *U. arctos* el punto más inferior de la mandíbula (9), viene a situarse bajo el *M₃*, no siendo preciso abatir la nube de puntos.

Finalmente puede apreciarse que los puntos indicativos del borde inferior del *P₄* y del posterior del *M₂* (2) y (3), del *U. arctos*, no se separan del eje de abscisas tan pronunciadamente como en el *U. deningeri* y *U. spelaeus*; en especial el borde anterior del *P₄* (2), lo que quizá permitiría explicar la funcionalidad de esta pieza dentaria en el oso pardo, carácter que se ha perdido en las formas "espeleas": *U. deningeri* y *U. speleus*.

4. CARACTERES METRICOS DE LAS MANDIBULAS

4.1. SE HAN REALIZADO LAS SIGUIENTES MEDIDAS:

- 1. Longitud total (cóndilo-sínfisis).
- 2. Longitud desde el cóndilo a borde anterior del canino.
- 3. Longitud del diastema.
- 4. Altura mandibular en el *P₄* (externa).
- 5. Altura mandibular en el *M₁* (externa).
- 6. Altura mandibular en el *M₃* (externa).
- 7. Grosor mandibular en *P₄ - M₁*.
- 8. Grosor mandibular en *M₂ - M₃*.
- 9. Distancia del borde anterior del canino al talónido del *M₃*.

- 10. Longitud del premolar (*P₄*).
- 11. Longitud de molares.
- 12. Diámetro transversal del cóndilo.
- 13. Diámetro vertical del cóndilo.
- 14. Diámetro transversal del canino.
- 15. Altura del *ramus ascendens*.
- 16. Longitud de premolar (*P₄*) y milares.

Los resultados de nuestras medidas, junto con las de otros autores, que en ocasiones hemos tenido que tratar para obtener los parámetros estadísticos que consideramos indispensables, figuran en las tablas 1 (*U. spelaeus*), 2 (*U. deningeri*), 3 (*U. arctos*).

Del estudio y comparación de estas tablas se deduce:

a) Una cierta uniformidad dentro de cada una de las especies, las pequeñas diferencias existentes entre los valores de diversas poblaciones, no pueden llegar a calibrarse debido a la falta sistemática de datos del número de individuos estudiados.

b) Dos grupos claramente definidos: la especie "espelea" en s. e.: *U. spelaeus* de caracteres extremadamente hipocarnívoros y la especie "etruscoidea": *U. arctos*, que todavía conserva ciertos caracteres carnívoros.

c) Entre los dos grupos anteriormente definidos, se sitúa una forma "espelea" en s. l. De este grupo de medidas, se separan llamativamente las del ejemplar procedente de la Cueva de Santa Isabel y de la cual sería importante obtener más material.

Los aparentes solapamientos existentes entre las medidas mínimas del *U. spelaeus* y las máximas del *U. arctos*, carecen de significación, ya que suelen coincidir con las correspondientes a las hembras de la primera especie y a los machos de la segunda. En general existe un dimorfismo sexual marcado, aunque sólo se produce una separación total de medidas en el valor del diámetro transversal del canino. De hecho al comparar valores medios, debería de hacerse con la población sexada, posible al menos en cráneos y mandíbulas, o al menos corregir los valores medios respecto a la desviación sobre el 50 por100 teórico del porcentaje de machos y hembras. De hecho, en las poblaciones de *U. spelaeus* de la C. del Reguerillo y en la de *U. deningeri* de C. Mayor existe un predominio de hembras sobre el porcentaje teórico, que posee significación estadística.

TABLA I
Medidas del *U. spelaeus* (I)

Cueva del Reguerillo				Cueva de Toll				Cueva de Arrikutz Altuna				Cueva Letzeixiki		C. Gardon Paulus 1945 in Bonifay		Mixnitz Zapfe	Markenstein in Racovec	Drachenhöle in Racovec	Wildkirchli in Racovec	Repolust in Racovec
M	σ	N	Vi - Vs	M	σ	N	Vi - Vs	M	σ	N	Vi - Vs	N	Vi - Vs	M	Vi - Vs	Vi - Vs	Vi - Vs	Vi - Vs	Vi - Vs	Vi - Vs
1	306,4	27,38	12	314,4	15,35	4	258 - 347	318,7	30,6	10	270 - 358,6	1	298,5	306	290 - 350	276 - 353	374	287 - 317	361	230 - 313
3	55	7,86	27	52,1	5,81	23	39,5 - 70	58	8,12	67	36,1 - 77,6					54 - 67	56,3 - 75,5	53,5 - 58	61 - 66	32 - 55
4	73,0	5,40	25	67,2	7,18	21	64,8 - 82,7	71	5,98	48	57,7 - 81,5					68 - 82				
5	75,7	6,47	22	67,6	6,34	19	64,3 - 84	74	6,55	36	59,7 - 87,2	2	67,2 - 78,9					60 - 72	78,5 - 79	
6	80,1	6,87	18	72,1	8,34	18	66,2 - 94,3	79,5	7,55	31	67 - 93,4					56 - 85				
7	25,7	2,5	25	22,2	1,77	22	21,1 - 32,2	24,7	2,93	47	19,1 - 31,2							20 - 22	21 - 30	
8	35	4,46	21	28	3,93	32	26,2 - 40,2	30,4	4,07	54	22,7 - 40,0									
9	196,4	9,35	19	194,1	8,27	14	177,4 - 206	192,1	12,72	46	149,1 - 212,4	1	177							
10	16,6	1,15	16	14,9	1,7	22	15,0 - 18,7	16,04	2	13	14,6 - 22									
11	87,6	4,35	14	85,5	4,17	26	78,1 - 93,6	86,2	4,39	34	78,7 - 92,5	1	91,5							
12	68,7	9,32	15	67,7	9,03	6	58 - 93,1	68,3	12,59	19	50,5 - 96,7	1	69,8							
13	31,1	2,33	17	27,4	2,24	7	26 - 33,7	28,6	4,04	20	21,6 - 35,5									
14	22,2	1,56	18	20,5	2,68	31	18,9 - 24,6	21,8	2,42	59	16,1 - 24,7									
15	148,3	14,35	6			2	127,1 - 166,6	146,1	12,56	6	124,7 - 180									
16	106	3,6	18	99,9	6,39	13	97,8 - 113,3	103,5	6,19	44	83,8 - 113,7					135 - 204				

TABLA 1
Medidas del U. spelaeus (2)

Mokrišće Racovec				Barová Mušil				Pod Hradem Mušil				Potočka Racovec	Postanaki Racovec	Plešine Jačec Racovec	La Adam Terzse	Cultur Surpat Terzse	Ferice Terzse	Onceaga Terzse	Salitrari Terzse	Magura Sighistel Terzse	Valea Virghisului Terzse	Odesa Nordmann 1958-60 in Terzse
M	σ	N	Vi - Vs	M	σ	N	Vi - Vs	M	σ	N	Vi - Vs	Vi - Vs	Vi - Vs	Vi - Vs	Vi - Vs	Vj - Vs	Vi - Vs	Vi - Vs	Vi - Vs	Vi - Vs	Vi - Vs	Vi - Vs
255	29,8	5	223 - 302					307,2	27,7	21	225 - 334	337	333,5	280 - 344,3		301 - 326		299	352 - 370	288 - 304	345	327 - 354
43,6	13,38	4	31,3 - 62	57,5		3	53 - 61	58,2	7,04	36	32,2 - 76,8		65 ca	48 - 65	51 - 68,7	36,3-66,9	54,8-64,2	45,4 - 66	47,5-71,7	37,5-58	48,3-75,8	57 - 70
56,7	9,14	7	46,7-69,1	63,3		3	60 - 67	63,8	6,85	27	51,2 - 77			56,6-76,1	69,5-80,6	56,9- 64	57 - 70,4	52,7-60,8	75 - 79	59 - 66,2	56,5-72,7	65 - 78
61,7	12,32	8	47,1-80,8					67,3	6,8	24	54,2-80	80,4	83 ca		70,7 - 76	55,1-62,7	85,2-72,8	50,2-55,5	76,3-77	57,5-64,8	59,8 - 71	
				71,5	10,27	4	63 - 85							51,2- 84	78,7-83,8	59,5- 70	67,8-84,6	62,2-69,6	82,4-84,8	64,3 - 77	67 - 84,7	75 - 90
19,7	3,52	9	17,2-24,1	21,5	2,08	4	19 - 24					24,3	23,2		23,4-29,8	19,7- 2,1	19,1-21,2	18,2-19,9	24 - 24,3	19,6-23,6	19 - 23,7	
															29,6-34,1	22,2-30,2	25,2- 26	22,7-25,6	29 - 30,5	22 - 30	23,2 - 30	
															189,7-199,7	166,8-192,4	168,8-180,5	172,2-177,9	207 - 213	169-176,6	162,4-185,4	
														87-104,5								
														56,1-79,4								
																129 - 130			130			
99,3	4,65	6	93,2-106,2	104	3,8	4	100 - 109	105,8	3,09	34	97,7 - 111				96,4-108,5	93,2-102,3	95-130,4	96,6-102,5	108,3-110	98,4-103	95,1-102	

TABLA 2
Medidas del U. deningeri, V. Reich

U. deningeri V.R. C. Mayor				U. deningeri V.R. C. Sta. Isabel		U. deningeri C. Letzeixixi Altuna			U. deningeri U. spelaeus C. Letzeixixi Altuna				U. deningeri hundsheimensis Hundsheim Zapfe		U. deningeri Mosbach Zapfe			
	M	N	Vi - Vs	N	Vi - Vs	M	N	Vi - Vs	M	σ	N	Vi - Vs	N	Vi - Vs	M	σ	N	Vi - Vs
1	282	3	276,6-283,1	2	243,5-247,1		2	254-260,5	300,3	13,45	9	268-312,5	1	288	281	22,8	12	227 - 314
2	276,8	3	273,7-279,4		234 - 235,3													
3	53,4	3	51,3-54,6	2	42,2-43,2								1	50	51	8,93	19	30 - 65
4	56,3	3	52,2-59,9	2	48,8-50,3								1	60	54,5	4,87	23	66 - 45,5
5	56	3	52,3- 63	8	47,7-51,3	58,3	3	56,5 - 60	68,3	6,98	10	58,5-77,1						
6	58,7	4	52,6- 66	2	54,3													
7	19,7	3	18,7-20,7	2	17,4-18,0													
8	26,4	3	25,4- 28	2	23,3-24,0													
9	17,2	3	165,3-175	2	151 - 154		2	160,5-161,5	175,7	9,28	12	162,5-191,2						
10	13,8	3	12,7-15,8	2	11,6-12,6													
11	79,3	3	75,8-81,4	2	74,8-75,5		2	74,5-77	82,0	3,24	4	78,5-85	1	78	80	5,55	19	73,5-96
12	54,5	15	45,5-72,4	2	43,4-45		2	54 - 56	72,4	8,72	4	63,1-83,5	1	62	55,7	5,09	8	48,5 - 62
13	24,1	28	20,5-35,3	1	23,8													
14	14,3	3	14 -14,4															
15		2	119 - 125	2	99,7- 99,8				129,1	8,67	5	122 - 143	1	149	143	16,49	6	125 - 144
16	94,7	3	90,2-98,5				2	85 - 91,5	103,9	5,74	11	92,5-110,5						

TABLA 3
Medidas del U. arctos, Lin (1)

U. arctos (fos) Saldarrañao (Burgos)					U. arctos (fos) País Vasco Altuna					U. arctos (fos) País Vasco Altuna			U. arctos (fos) Ungeburg Höle Bad Ausse Eherenberg		U. arctos (fos) Predmosti Musil			U. arctos (fos) Steienmark Frauenloch Mottl	U. arctos (fos) Steienmark Repoiust Mottl	U. arctos (fos) Taubach Rode	U. a. faldherbianus N. de Africa Bourygnac			
♂	♀				♂	♀				♂	♀			♂	♀									
	Vi - Vs	M	N	Vi - Vs	M	σ	N	Vi - Vs	M	N	Vi - Vs	N	Vi - Vs	M	N	Vi - Vs	Vi - Vs	Vi - Vs	Vi - Vs	M	σ	N	Vi - Vs	
1		229,3	3	229,3-230	202,4		4	194 - 212		2	243 - 259			249	3	229 - 268	260 - 270	250	262 - 295	240,5	3,32	4	237 - 245	
2		223	3	222 - 224																				
3	41,4	39,3	3	35,2-43,2													36 - 37,2	33	41 - 45					
4	54,2	40,3	3	35,7- 48										56	5	47,5-66,7	53 - 56,5	54	45 - 54					
5	54,2	38,6	3	36 - 43,3	38,6		4	35-41,5		2	48 - 49													
6	56,2	45,1	3	44 - 46,3										52,7	2	46 - 54,5				42,7	2,64	5	40 - 46	
7	18,7	13	3	12,7-13,3								1	38											
8	24,0	17,4	3	16,6 - 18								1	36	18,8	4	17 - 20,8								
9	151,2	-	2	138,5-142,7	127,7		4	125 - 129		2	146 - 150									123,8	7,03	6	111 - 132	
10	12,6	-	2	10,9-12,4			2	11,6-12,5		2	12,1 - 13													
11	70,5	-	2	66,9-68,7	64,3		4	58 - 67		2	65,5 - 71						88,1-90,7	88	80,8-99,7					
13		14,2	3	14 - 14,3	14,4		4	13 - 15,3	17,4	3	16,3-18,2													
14	16,7	12,9	3	12,1-14,4																				
15		92,9	3	81,6-93,8	85		3	79 - 90		2	113 - 118													
16	84	-	2	78,6-80,8	74,7		5	72,5- 78		2	74 - 89	1	98	95,5	4	92,2-101,3				85	2,86	6	80 - 88	
12		47,9	3	47,2-48,8	40,5			37 - 43,5	65,6	3	62 - 72									43,7	1,53	3	42 - 45	

TABLA 3
Medidas del U. arctos, Lin (2)

U. a. iartetianus N. de Africa Arambourg		U. arctos (fos) Chokoutien (China) Pei			U. arctos (subfos.) Suecia Zachrisson-Iregreen				U. arctos (actual) Picos de Europa ♀		U. arctos (actual) Picos de Europa ♂		U. arctos (actual) Pirineos Couturier ♀				U. arctos (actual) Pirineos Couturier ♂				U. arctos (actual) Rumania Terzea
N	Vi - Vs	M	N	Vi - Vs	M	σ	N	Vi - Vs	N	Vi - Vs	N	Vi - Vs	M	σ	N	Vi - Vs	M	σ	N	Vi - Vs	Vi - Vs
1	260	267	2	265 - 270	224,4	6,05	12	216 - 234	2	216-229,8	2	240,7-246	199,4	4,8	7	194 - 205	217,2	11,2	6	194 - 233	228 - 256
					216,4	10,4	4		2	211,4-224,3	2	226 - 239	126	5,8	5	119 - 132					
					32,8	5,4	14		2	38,2-40,8	2	40,4-45,4	24,6	6,3	7	15 - 34	25,3	7,2	7	17 - 39	
		53,7	3	52,6-54,5					2	40,7-44,7	2	50,7-55,2									43,5-52
					39,8	4,7	11	30,5 - 46	2	40 - 42,5	2	45,6-53,4									
					40	6,6	10	30 - 46	2	42,3-49,4	2	45,3-58,1	37,8	2,3	6	35 - 42	44	4	6	37 - 38	46 - 52
									2	13 - 15,2	2	12,2 - 18									14 - 17
									2	13,8-19,5	2	17,2- 20									16,5-23
									2	125,2-137,2	2	143-150,3									143
									2	9,5 - 10,8	1	11,8									
					65,7	3,45	15	62 - 72,5	1	55	1	65,3									
1	51				47,2	3,15	9	42,5 - 51	2	13,2-16,8	2	16,5-18,9									
									2	13,3-14,4	2	13,7-16,3									
1	59				81,8	10,1	8	79,5 - 92	2	87,6 - 95	2	92,3-100,8	84,6	4,9	6	80 - 94	94	6	6	85 - 101	91 - 160
									1	65	1	77	72	4,1	6	69 - 80	73,7	1,0	6	73 - 75	79
									2	40,7-55,1	2	52,2-55,8	41,3	2,3	6	39 - 45	45	5,5	6	38 - 52	

TABLA 3

Medidas del U. arctos, Lin (3)

U. arctos (actual) Suecia Zachrisson-Iregren Jämtlånd				U. arctos (actual) Suecia Zachrisson-Iregren Norrbotten				U. arctos (actual) Suecia Zachrisson-Iregren Västerbotten				U. a. piscator Kamtschatka Zapfe	U. arctos (actual) Europa Zapfe
M	σ	N	Vi - Vs	M	σ	N	Vi - Vs	M	σ	N	Vi - Vs	Vi - Vs	Vi - Vs
216,1	17,7	16	198 - 251	204,5	13,5	24	189 - 234	219,1	16,3	7	200 - 240	222 - 281	208 - 214
												33 - 45	30 - 44
												45 - 61	39 - 59
												44,5 - 61	37 - 54
												64 - 75	61 - 72
												114 - 147	103 - 142
71,9	4,00	16	67,5-78,5	72,7	6,3		54 - 82	74,9	4,49		68,5 - 81		
												48 - 65	

4.2. INDICE CONDILAR.

M. Friant propone el empleo de un índice condilar (Diámetro transversal ×100/altura) que permite separar las formas arctoideas de las espeleas.

En la tabla 4 figuran los valores obtenidos en las poblaciones estudiadas por nosotros.

Se observa claramente que los valores medios del

U. spelaeus, y *U. deningeri* se separan fuertemente de los correspondientes al *U. arctos*.

Los valores correspondientes al *U. deningeri* se integran plenamente entre los correspondientes al *U. spelaeus*, llegando a superarlo llamativamente en la forma de la C. de Santa Isabel.

Existe un levísimo solapamiento entre algunos valores mínimos de *U. spelaeus* y del *U. arctos*, que carece de significación estadística.

5. CONCLUSIONES

Los datos anteriormente expuestos se pueden resumir en la forma siguiente:

La mandíbula del *Ursus arctos*, posse, en general, tamaños medios. Sus rasgos generales nos indican la pervivencia de unos caracteres carnívoros desde su antecesor el *Drepanodon* (*Ursus*) *etruscus*, CUVIER: Dientes con marcado carácter punzante y cortante (a excepción del M₃). Mandíbula muy estilizada en su parte horizontal y con el *ramus ascendentis* con una fuerte vergencia hacia atrás. Cóndilo mandibular muy estrecho y de forma cónica

tes. Cóndilo mandibular subcilíndrico con terminaciones ahusadas, permitiendo movimientos laterales importantes de la mandíbula, como lo atestigua el tipo plano de desgaste dentario. Las inserciones de los músculos que mueven verticalmente la mandíbula con efecto de cizalladura (fosa masetérica) se hacen menos acusadas aumentando la importancia de las inserciones de los músculos que permiten movimientos laterales (pterigoideos).

La mandíbula del *U. deningeri* presenta unos caracteres métricos s. l. que podrían denominarse como "intermedios" aunque más cercanos a los del *U. spelaeus*, ya que posee un tamaño intermedio a

TABLA 4

Índice condilar (Diámetro vertical/Diámetro transversal en %)

		M	σ	N	V _i - V _s
Ursus arctos, L	Picos de Europa	33,2	2,82	10	29,6 - 38,1
	Cueva de Saldarrañao	29,8		3	29,0 - 30,3
Ursus deningeri, v.R.	Cueva de Santa Isabel			1	54,3
	Cueva Mayor	45,4	5,50	16	38,7 - 49,5
Ursus spelaeus, R.H.	Cueva del Reguerillo	47,3	4,98	14	37,2 - 53,8
	Cueva de Arrikruz	42,8	5,30	19	36,5 - 51,9
	Cueva del Toll	40,7	3,73	6	39,8 - 46,6

que sólo permite movimientos verticales de cizalladura. Las inserciones relativas a los músculos que mueven verticalmente la mandíbula están muy desarrolladas (masetero), por el contrario lo están poco las que permiten movimientos laterales de la mandíbula (pterigoideos).

Por el contrario, la mandíbula del *U. spelaeus* presenta una marcada tendencia hacia el gigantismo siendo la de mayor robustez de las tres especies estudiadas. Dientes con pérdida de carácter cortante, que adaptan una morfología hipocarnívora más apropiada para una trituración del alimento. La mandíbula se hace muy robusta en su porción horizontal, cambiando radicalmente la forma del *ramus ascendentis*, que en sus bordes anterior y posterior (*crista coronoidea-incisura semilunaris superior*) se hace subvertical, morfología muy posiblemente ligada al perfil en escalón del frontal y al hundimiento de la glabella en el cráneo, con las implicaciones biomecánicas correspondien-

ambas especies. Los dientes poseen ya un marcado carácter hipocarnívoro aunque menos que en el *U. spelaeus*. La mandíbula, en su parte horizontal, tiende a la robustez superando a la del *U. arctos*, pero sin alcanzar la del *U. spelaeus*. El *ramus ascendentis* todavía se presenta con una fuerte vergencia hacia atrás, sin adoptar la forma subvertical del *U. spelaeus*. Igualmente el cráneo de esta especie no posee el escalón frontal ni hundimiento de la glabella. El cóndilo mandibular es ancho y posee una importante porción subcilíndrica y terminaciones ahusadas, lo que evidentemente le permite movimientos mandibulares laterales aunque no tan amplios como en el *U. spelaeus*. Las inserciones musculares correspondientes a músculos, que permiten movimientos verticales de cizalladura, conservan toda su importancia, pero simultáneamente ha comenzado a aumentar notablemente la de los que permiten movimientos laterales (pterigoideos).

BIBLIOGRAFIA

- (1) AGUIRRE, E.; BABAFE, J., y TORRES, T.: *Los fósiles humanos de Atapuerca (Burgos)*. Nota preliminar Zephyrus, XXVI-XXVII (489-511) (1976).
- (2) ALTUNA, J.: *La fauna de mamíferos de los yacimientos prehistóricos de Guipúzcoa*. Tesis Doctoral. Munibe, vol. 24, fasc. 1-4, pp. 1-464 (1972).
- (3) ALTUNA, J.: *Hallazgos de oso pardo (Ursos arctos, Mammalia) en cuevas del País Vasco Munibe*, año XXV, núm. 2, pp. 121-170 (1973).
- (4) ARAMBOURG, C.: *Revisión des ours fossiles de l'Afrique du Nord*. Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille, t. XXV (1933).
- (5) BONIFAY, M. F.: *Sur la valeur spécifique de l'Ursus praeartos de la grotte du Prince, Ligurie Italienne*. Bull. Mus. Anthr. Prehist. de Monaco, fascículo 9 (1962).
- (6) BONIFAY, M. F.: *Carnivores cuaternarios del SE de la France*. Mem. Mus. Nat. Hist. Nat. Serie C, t. XXI, fasc. 2 (1971).
- (7) COUTURIER, J.: *L'ours brun*. Grenoble (1953).
- (8) CRUSAFONT, M., TRUYOLS, J.: *Aplicación de un método de coordenadas deformadas al estudio del desgaste dentario*. Estudio Geológicos, t. XII (141-145) (1956).
- (9) EHEREMBERG, K.: *Holembarrereste aus der Lucshole*. XIII Ann. Mus. Hist. Nat. Hungarici (1955).
- (10) EHEREMBERG, K.: *Über hohlenbaren und Barenhole*. Ver. Zool. Bot. Ges., in Wien, Band., 95 (1955).
- (11) ERDBRINK, D. P.: *A review of fossil and recent bears*. Deventer Drukkerij-jan de Lange. Amsterdam (1953).
- (12) FRIANT, M. F.: *Quelques caracteres de l'évolution de l'ours des cavernes*. Ann. Soc. Roy. de Belgique, fasc. 2, t. LXXXIII (1952).
- (13) FRIANT, M. F.: *L'ours des cavernes, Principaux caracteres anatomiques de sa mandibule*. Sond. aus der Mitteilungen der Naturforschenden, Gesell. in Bern. Neue Folge, 17 Band.
- (14) HELLER: *Funde und beobachtungen in Hohlen bei Schambuch*. Sonder. aus. Quartar Bd. 9 (1957).
- (15) HUTTER, E.: *Der hohlenbare von Merkenstein*. Ann. Nat. Hist. Mus. in Wien Bd. 60 (1954).
- (16) KOBAYASHI, F. Ed.: *Un squelette d'ours brun du Pleistocene Italien*. Verhan. der Naturfors. Ges. in Basel, v. LVI.
- (17) KOBAYASHI, F. Ed.: *Un nouveau gisement d'Ursus deningeri*. Von Reich C. R. Soc. Pal. Suisse. Eclog. Geol. Helvet., v. 44-2 (1951).
- (18) KURTEN, B.: *The cave bear*. Scientific American, v. 226, núm. 3 (1972).
- (19) MALEZ, M.: *Paleontolosko istraživanje pećine veterina*. Jugoslavenska Acad. Znanosti i umjeinosti drp., 62, t. 280-295 (1957).
- (20) MALEZ, M.: *Prilozi poznavanju pećinskih medjeda Cijariji*. Istri. Geol. Vjesnik Zagreb 12, pp. 95-113 (1959).
- (21) MUSIL, R.: *Die Barenhole pod Hradem*. Anthropos Brna, 1965 (1956-58).
- (22) MUSIL, R.: *Der Hohlenbaren aus der Hölle Barová*. Acta Musei Moraviae, t. XLIX (1959).
- (23) RAKOVEC, T.: *The Cave bear from Mokrica Cave in the Savinja Alps Slovenska Akademija znanosti in umetnosti*. Razisk. in privadoslone in Medizin. vede Ljubljana (1957).
- (24) TERZEA, E.: *Particularitati morfologice ale ursului de peștera și raspindea sa pe teritoriul României*. Lcr. Inst. Spel. Emil Racovița, t. V, pp. 195-231 (1966).
- (25) THENIUS, E. H.: *Zur Kenntnis der fossilen braunbaren*. Sitz. Osterr. Akad. Wissensch. Abt I, pp. 165-243 (1956).
- (26) TORRES, T.: *La Cueva del Reguerillo (Proyecto Fin de Carrera)*. Cat. de Paleontología. E. T. S. I. M. (1973).
- (27) TORRES, T.: *El oso de las cavernas de la Cueva del Reguerillo*. III Congreso Nacional de Espeleología (1974).
- (28) TORRES, T.: *El oso de las cavernas en el marco de los úrsidos cuaternarios* (1975).
- (29) TORRES, T.: *Comparación entre algunos aspectos ecológicos de dos poblaciones de oso de las cavernas* (1976).
- (30) TORRES, T.: *Los osos fósiles de la Sierra de Atapuerca* (en imprenta) (1977).
- (31) VIRET, J.: *Sur les ursides de Bruges (Gironde)*. C. R. Soc. Pal. Suisse. Eclog. Geol. Helvet, v. 4, núm. 2, pp. 356-360 (1947).
- (32) WAGNER, G.: *Die Barenhole von Erpfingen*. Verlag Hohlenholesche Buchhandlung F. Rau Uringen (1952).
- (33) ZAPFE, H.: *Die Altpliozänen Baren von Hundsheim in Nieder Österreich Sonder. Jahrbuch, 1946, der geologischen Bundesanstalt 3-4 Heft (1946)*.

Recibido: Enero 1978.